

Taxonómiai, filogenetikai és kospeciációs vizsgálatok rágcsálókban (Rodentia) élősködő galandférgen (Eucestoda: Cyclophyllidae, Anoplocephalidae, Anoplocephalinae)

OTKA 34819 – Zárójelentés

Témavezető: Dr. Gubányi András
Magyar Természettudományi Múzeum
1088 Budapest, Baross u. 13.
email: gubanyi@nhmus.hu

Bevezetés

A pályázat által kitűzött célok két témakör köré csoportosíthatók, egyrészt a hagyományos taxonómiai kutatásokkal összefüggő vizsgálatok, másrészt molekuláris biológiai módszerekkel végzett kutatások. A taxonómia vizsgálatok magukba foglalták a mintagyűjtést és az ezzel kapcsolatos gyűjtemény fejlesztési feladatokat és a hazai ill. külföldi gyűjtemények holo és paratípusainak vizsgálatát is. A taxonómia vizsgálatok a következő génuszokra terjedtek ki: *Paranoplocephala* Lühe, 1910, *Aprostotandrya* (Kirschenblat, 1938), *Anoplocephaloides* Baer 1923, *Gallegoides* Tenora et Mas-Coma 1978, *Anoplocephala* Blanchard 1848, *Moniezia* Blanchard 1891, *Andrya* Railliet, 1893, *Parandrya* Gulyaev et Tchechulin 1996, *Pseudocittotaenia* Tenora 1976, és *Mosgovoyia* Spasskii 1951. Az ismertett génuszok közül a *Paranoplocephala*, az *Andrya* és *Anoplocephaloides* nemzetségek nagyszámú taxonjuk mellett több leíratlan fajt tartalmaztak és a részletes kutatások a továbbiakban ezekre a csoportokra irányultak. Az elemzéshez és a fajleíráshoz egyrészt a meglévő preparált gyűjteményi anyagok másrészt új gyűjtőutak anyagának feldolgozása szolgált. A gyűjtések egyrészt Észak- és Közép-Európában ill. Tajvanon történtek. Az utóbbi helyszín különleges állatföldrajzi adottságaival – három állatföldrajzi régió találkozási pontja (palearktikus, orientális, ausztrálázsiai) – indokolható. Ugyanakkor parazitológiai szempontból a sziget faunája alig kutatott.

Anyag és módszer

A vizsgálatokba bevont anoplocephalida galandféreg preparátumok gazdafajszerinti csoportosításban:

Gazda faj	Lelőhely és azonosító
<i>Anonymus</i>	No locality (HNHM-9113/1, HNHM-Pr/Nr/156, HNHM-TE/753, HNHM-E/1);
<i>Apodemus sylvaticus</i>	France: Charrade (NH-1935.11.16.189);
<i>Arvicanthis abyssinicus</i>	? Sturi (NH-1931.7.7.60);
<i>Chionomys nivalis</i>	Romania: Lotrioara (HNHM-69860); Slovakia: Liptovsky mts. (HNHM-69949, 69950, 69951, 69954); Nizke Tatry (HNHM-62994);
<i>Clethrionomys glareolus</i>	England (NH-1927.2.28.57, 1927.2.28.57B); Bagley Wood (NH-1935.4.16.3); Spain: Montseny (HNHM-77112590); Switzerland: Bern (NH-1935.10.4.4455, 1935.9.4.115); Hungary: Acsalag (HNHM-16448); Barbacsi-tó (HNHM-16875); Bátorliget (HNHM-12272); Csorna (HNHM-11848, 11851, 11902, 11931); Kapuvár (HNHM-11884); Lébény (HNHM-12256); Mosonmagyaróvár (HNHM-12109); Nagyvisnyó (HNHM-9433); Osli (HNHM-16660-64); Piliscsaba (HNHM-16651);

	Zalaegerszeg (HNHM-8000); Romania: Lotrioara-mt. (HNHM-69887); Slovakia: Ráros (HNHM-67453, 67463, 67464, 67464B, 67470A-B); Velká Fatra (HNHM-61818); Switzerland (HNHM-UNIZ/A-C);
<i>Clethrionomys rufocanus</i>	Finnland (FFRI-47170687); Kilpisjärvi (HNHM-69984, 69985);
<i>Dicrostonyx groenlandicus</i>	Canada: Hope Bay (FFRI-96.187, HNHM-69987); Site 16. (FFRI-196); Site 6. (FFRI-22_DNA9704); Walker Bay (HNHM-69988); Tali (FFRI-1180887);
<i>Dicrostonyx torquatus</i>	Russia: W. Kolyma (HNHM-69986); Wrangel Island (FFRI-594);
<i>Eothenomys melanogaster</i>	Taiwan: Alishan Nat. Forest Recreation Area (HNHM-69948, 69956);
<i>Hystrix indica</i>	Singapore: Singapore Zoo. (NH-1977.8.25.85.86);
<i>Microtus agrestis</i>	No locality (FFRI-1_92);
	Austria: Obergurgl (HNHM-Nr8A); England: (NH-1927.7.26.27, 1927.7.26.28); Billericany (NH-1984.6.4.1, 1988.9.12.34); Dytchleys (NH-1975.10.17.25); Finnland: Espoo (FFRI-1.23.8.98; HNHM-67489); Hattinsaari (FFRI-49998); Heirola (FFRI-11040585); Helsinki (FFRI-2160987, 8150585); Heriola (FFRI-13030585, 13210987, 29050585.1, 3030585, Lake Päijänne (HNHM-67477, 67478, 67485, 67491);4030585); Lake Pielinen (HNHM-67496); Lammi (FFRI-22.10.97; HNHM-67486, 67490); Lapua (HNHM-67482, 67483, 67492, 67493); Maaninka (HNHM-67487, 67488); Muhos (HNHM-67480, 67481, 67495); Punkaharju (HNHM-67494); Sammatti (FFRI-4051087); Turku (HNHM-67479); Vehkasalo (FFRI-1250997.1); Ylikiminki (HNHM-67484); Germany (HNHM-P.omp.lect); Hungary: Nagyecser (HNHM-16985); Slovakia: Velka Fatra (HNHM-61950); Sweden: Umea (FFRI-V82);
<i>Microtus arvalis</i>	Czech Republic: Ceske Budejovice (HNHM-TE/805); Hungary: Barbacs (HNHM-17001, 17478, 17498); Bozsok (HNHM-5073, 5806.4, 4934.1, 4942, 5881); Bük (HNHM-4974/1, 5026, 5046, 5096/1, 5752, 5759, 4672, 5754, 4971.3, 6065); Dévaványa. (HNHM-16592, 16605, 16909D); Izsák (HNHM-16774); Szentgál (HNHM-3720); Slovakia: (HNHM-69903); Palaviková (HNHM-69933); Polomka (HNHM-69895C, 69895D, 69900);
<i>Microtus miurus</i>	Alaska: Toolik Lake (FFRI-1040983, 2030984, 2130784);
<i>Microtus oeconomus</i>	Alaska: Toolik Lake (FFRI-1110784, 23060984, 8220884.1, AF42697); Hungary: Barbacs (HNHM-16703, 16914, 16668, 16724, 16925, 16926A); Lapland: Kilpisjärvi (FFRI-2260797); Pallasjärvi (FFRI-TS.1154, TS.527.1, TS.527.2); ?Pechora: (FFRI-324_4); Norway (NH-1931.3.9.12.14); Poland: Kanin (FFRI-326); Slovakia: Keszegfalva (HNHM-66446, 67449);
<i>Microtus pennsylvanicus</i>	Alaska: Fairbanks (FFRI-AF39569, AF41071, AF42453);
<i>Microtus rossiaemeridionalis</i>	Finnland: Ensnniemi (FFRI-3240598);
<i>Microtus subterraneus</i>	Hungary: Pilisborosjenő (HNHM-3146, 3144); Slovakia: VelkaFatra (HNHM-61327); Cergov-mt. (HNHM-62818); Velka Fatra (HNHM-61995, 62003/1, 62003/2); Nizke Tatry (HNHM-63654); Stebnická Huta (HNHM-61107, 61154); Turcek (HNHM-61341);
<i>Microtus tatricus</i>	Slovakia: Turcek (HNHM-61375);
<i>Microtus xanthogenatus</i>	NWR: Tetlin (FFRI-AF45774);
<i>Microtus savii</i>	Italy: Calabria (NH-1977.8.25.3.4, 1977.8.25.3.4.2);
<i>Tachyoryctis macrocephalus</i>	Ethiopia: Tullu Deentu Area (NH-1985.1.29.13);
<i>Arvicola terrestris</i>	?Pentohire (NH-1935.6.4.44.55);

A holo és paratípusok vizsgálata a következő külföldi intézményekben folyt: d'Histoire Naturelle, Geneve, Svájc - Department of Ecology and Systematics Division of Population Biology, University of Helsinki, Finnország. A Helminthological Collection of the U. S. National Museum, Beltsville, USA gyűjteményére az anyagi keret szűkülése folytán nem nyílt lehetőség.

A taxonómiai vizsgálatokhoz kapcsolódóan a morfológiai elemzésekhez a következő méretek és változók felvételére került sor: scolex szélesség, scolex hossz, sucker átmérő, inmaturus íz hossza, inmaturus íz szélessége, prematurus íz hossza, prematurus íz szélessége, maturus íz hossza, maturus íz szélessége, postmaturus íz hossza, postmaturus íz szélessége, pete hossz , pete szélesség , here átmérő, cirrus hossz, cirrus szélesség, vagina hossz, vagina szélesség, vagina lumene, szikmirigy pozíció az inmaturus ízben, szikmirigy pozíció a prematurus ízben, szikmirigy pozíció a maturus ízben, szikmirigy hossz, ivarnyílás elhelyezkedése. A megközelítőleg 200 példányról felvett több mint 20000 mérési adat az SPSS/PC statisztikai programcsomag segítségével került kiértékelésre.

A Fertő-Hanság faunisztikai jellegű parazitológiai kutatása során 3234 gerinces állat parazitológiai vizsgálatára került sor, amelyek nagy részét emlősök képviselték. A

vizsgált 1074 fertőzött egyed példányai az emlősök 32 fájához tartoztak amelyek a következők voltak: *Erinaceus roumanicus*, *Crocidura leucodon*, *Crocidura suaveolens*, *Neomys anomalus*, *Neomys fodiens*, *Sorex araneus*, *Sorex minutus*, *Rhinolophus ferrumequinum*, *Myotis myotis*, *Nyctalus noctula*, *Plecotus austriacus*, *Orictolagus cuniculus*, *Spermophilus citellus*, *Apodemus flavicollis*, *Apodemus microps*, *Apodemus sylvaticus*, *Cricetus cricetus*, *Micromys minutus*, *Mus musculus*, *Mus spicilegus*, *Ondatra zibethica*, *Rattus norvegicus*, *Clethrionomys glareolus*, *Microtus agrestis*, *Microtus arvalis*, *Microtus oeconomus*, *Pitymys subterraneus*, *Vulpes vulpes*, *Felis domesticus*, *Mustela nivalis*, *Mustela putorius*, *Sus scrofa*.

A DNS szintű vizsgálatok során a mitokondriális DNS-en (mtDNS) található citokróm oxidáz gén első alegységének (COI) 600-700 bázispár hosszúságú szakaszát használtuk fel. A módszer leírását lásd (Haukisalmi et al. 2004). A filogenetikai analízis a PAUP 4.0b10 programcsomag maximális parszimónia és a maximális valószínűség algoritmusaival történt.

A genetikai vizsgálatok eredményeképpen a FFRI (Finnish Forest Research Institute) munkatársaival közösen a következő azonosító számmal ellátott szekvencia adatok kerültek elhelyezésre a nemzetközi génbank (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/>) adatbázisában: AY189959 (*Paranoplocephala kalelai*), AY189958 (*Andrya rhopalocephala*), AY189957 (*Andrya cuniculi*), AY189956 (*Paranoplocephala blanchardi*), AY189955 (*Paranoplocephala blanchardi*), AY189954 (*Paranoplocephala omphalodes*), AY189953 (*Paranoplocephala omphalodes*), AY189952 (*Paranoplocephala cf. omphalodes*), AY181551 (*Diandrya composita*), AY181550 (*Diandrya composita*), AY181549 (*Paranoplocephala omphalodes*), AY181548 (*Paranoplocephala omphalodes*), AY181547 (*Paranoplocephala cf. omphalodes*), AY181546 (*Paranoplocephala omphalodes*), AY181545 (*Paranoplocephala omphalodes*), AY181544 (*Paranoplocephala omphalodes*), AY181543 (*Paranoplocephala cf. omphalodes*), AY181542 (*Paranoplocephala omphalodes*), AY181541 (*Paranoplocephala cf. omphalodes*), AY181540 (*Paranoplocephala omphalodes*), AY181539 (*Paranoplocephala omphalodes*), AY181538 (*Paranoplocephala omphalodes*), AY181537 (*Paranoplocephala sp.*), AY181536 (*Paranoplocephala omphalodes*), AY181535 (*Paranoplocephala omphalodes*), AY181534 (*Paranoplocephala omphalodes*), AY181533 (*Paranoplocephala omphalodes*), AY181532 (*Paranoplocephala omphalodes*), AY181531 (*Paranoplocephala omphalodes*), AY181530 (*Paranoplocephala omphalodes*), AY181529 (*Paranoplocephala omphalodes*), AY181528 (*Paranoplocephala omphalodes*), AY181527 (*Paranoplocephala omphalodes*), AY181526 (*Paranoplocephala omphalodes*), AY181525 (*Paranoplocephala omphalodes*), AY181524 (*Paranoplocephala omphalodes*), AY181523 (*Paranoplocephala omphalodes*), AY181522 (*Paranoplocephala omphalodes*), AY181521 (*Paranoplocephala omphalodes*), AY181520 (*Paranoplocephala cf. omphalodes*), AY181519 (*Paranoplocephala omphalodes*), AY181518 (*Paranoplocephala macrocephala*), AY181517 (*Paranoplocephala macrocephala*), AY181516 (*Paranoplocephala sp.*), AY181515 (*Paranoplocephala macrocephala*), AY181514 (*Paranoplocephala macrocephala*), AY181513 (*Paranoplocephala kalelai*), AY181512

(*Paranoplocephala kalelai*), AY181511 (*Paranoplocephala kalelai*), AY181510 (*Paranoplocephala kalelai*).

Eredmények és értékelésük

Faunisztikai - Taxonómiai vizsgálatok

A Fertő-Hanság NP területéről a következő anoplocephalida galandférgeket mutattuk ki:

Anoplocephaloides dentata (Galli-Valerio, 1905), caecum, intestinum tenue — *Clethrionomys glareolus*, Csorna: Csíkoséger, Sopron: erdő, — *Microtus arvalis*, Csorna: Csíkoséger, Osli: hátulsó nádas — *Microtus oeconomus*, Fertőújlak, Fehértó: Fehér-tó — *Microtus subterraneus*, Fertőrákos, Fertő-tó, Sopron: Kis-Tómalom.

Paranoplocephala blanchardi (Moniez, 1891), intestinum tenue — *Clethrionomys glareolus*, Brennbergbánya, Vadkan-árok. — *Microtus arvalis*, Osli: hátulsó nádas — *Microtus oeconomus*, Barbacs: Barbacsi-tó — *Microtus subterraneus*, Brennbergbánya: Vadkan-árok.

Paranoplocephala gracilis Tenora et Murai, 1980, intestinum tenue — *Clethrionomys glareolus*, Brennbergbánya: Vadkan-árok, Sopron: Tómalom.

Paranoplocephala hanycola Gubányi et Murai, 2006. intestinum tenue — *Clethrionomys glareolus*, Brennbergbánya, Hidegvíz-völgy, Ramel-árok, 10.01.1989, Csorna: Csíkoséger, Osli: Földsziget, égeres, Földsziget, Csili-Hany, Király-tó, Sopron: erdő.

Paranoplocephala oeconomi Gubányi et Murai, 2002, intestinum tenue — *Microtus oeconomus*, Barbacs: Barbacsi-tó.

Paranoplocephala omphalodes (Hermann, 1783), intestinum tenue — *Microtus arvalis*, Egyházasköte, Osli: hátulsó nádas, Mosonmagyaróvár — *Microtus oeconomus*, Barbacs: Barbacsi-tó — *Microtus subterraneus*, Sopron: Kis-Tómalom, Penty-tető, mocsár.

Aprostotandrya macrocephala (Douthitt, 1915) Spassky, 1949, intestinum tenue — *Ondatra zibethica* (?).

Andrya sp. — *Clethrionomys glareolus*, Brennbergbánya, Sopron: Tómalom. — *Microtus arvalis*, Egyházasköte — *Microtus subterraneus*, Brennbergbánya, Sopron: Szárhalmi-erdő, Tómalom.

A vizsgálatok eredményeképpen sikerült kimutatni egy a tudományra nézve új fajt a ***Paranoplocephala oeconomi*** Gubányi et Murai, 2002-t, továbbá leírás alatt van a következő faj: ***Paranoplocephala hanycola*** Gubányi et Murai, 2006.

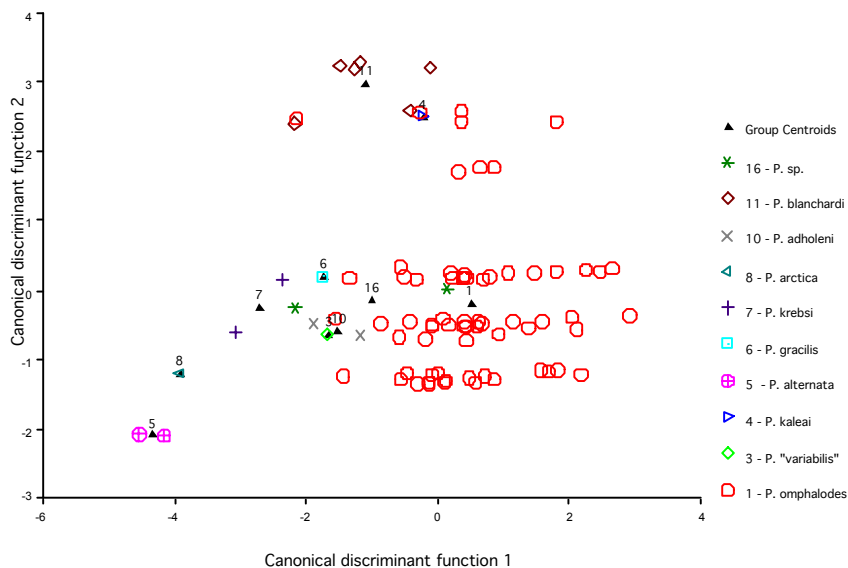
A Kárpát-medence anoplocephalida galandféreg faunájának vizsgálatán belül került sor a havasi pocok (*Chionomys nivalis*) parazita faunájának vizsgálatára. A többéves gyűjtőmunka eredményeképpen is csak szerény mennyiségű anyag került be az MTM Parazitológia Gyűjteményébe. Azonban az előzetes genetikai vizsgálatok alapján, amelyet a morfológiai adatok is részben alátámasztanak a *Paranoplocephala gracilis* mellett, legalább egy a tudományra nézve új fajt sikerült begyűjteni. A citokróm oxidáz

gén első alegységének (COI) vizsgálata alapján 3 példány esetében nem találtunk legalább 95 %-ban megegyező szekvenciát a nemzetközi génbank adatbázisában tárolt szekvenciák között.

A tajvani fauna kutatásának eredményeképpen szintén sikerült a terepi nehézségek ellenére értékes anyagot gyűjteni a 2005-ös esztendő folyamán. Az endemikus gazdafajok közül az *Eothenomys melanogaster*-ből kimutatott anoplocephalida férgek morfológiájukban is eltérnek a palearktikus, orientális régió ismert fajaitól. Sajnos gravid ízekkel rendelkező példányokat nem sikerült gyűjteni, így a citokróm oxidáz gén első alegységének igen eltérő volta ellenére ezen taxon egyelőre nem kerül leírásra.

Többváltozós vizsgálatok

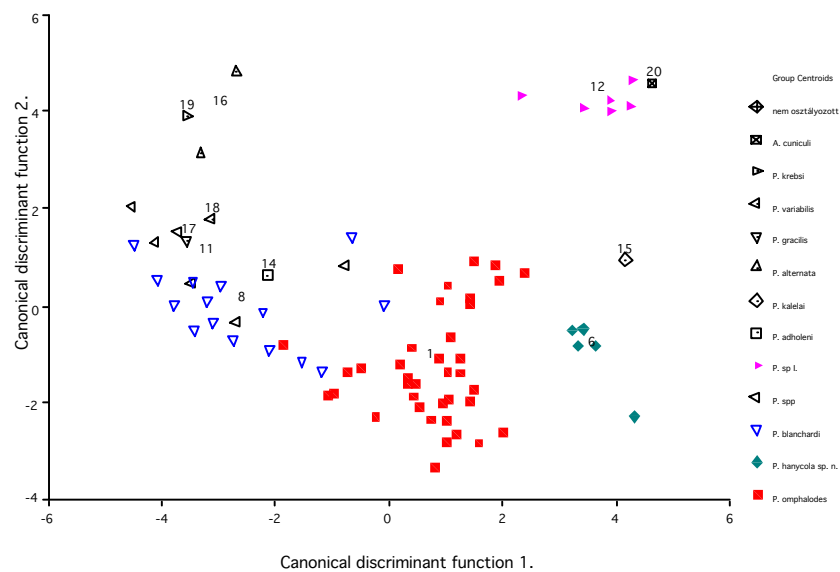
A jelen vizsgálatba bevont fajok a következők voltak: *Paranoplocephala omphalodes*, *P. arctica*, *P. blanchardi*, *P. adholeni*, *P. krebsi*, *P. gracilis*, *P. alternata*, *P. kaleai*, *P. variabilis*. A diszkriminancia-analízis eredményeként, amelyben a Mahalanobis távolságfüggvényt alkalmaztuk a stepwise eljárás keretében már három változó (scolex szélesség, cirrus hossz, vagina hossz) igen jó eredményt adott a vizsgált fajok elkülönítésére (93,3%, 1. ábra), amely tovább növekedett nem numerikus változó bevonásával. Az ivarnyílás helyzetének figyelembe vételével a helyesen osztályozás meghaladta a 96 %-ot, ami ebben a csoportban, tekintettel a galandférgek anatómiai jellemzőire és a preparációs technika standardizálásának nehézségeire igen jó eredmény. Ugyanakkor jól látszik, hogy a *P. omphalodes* formakörbe sorolt példányok variabilitása igen magas, amely fajcsoport tulajdonságra utal. A további elemzésekben kifejezetten a *P. omphalodes* formakörbe sorolt példányokat vizsgáltuk.



1. ábra A *P. omphalodes* formakör elkülönülése más *Paranoplocephala* fajoktól.

A fej és az ivarszervek méreteinek, az ivarnyílás helyzetének és a gazdaspecifitásnak a

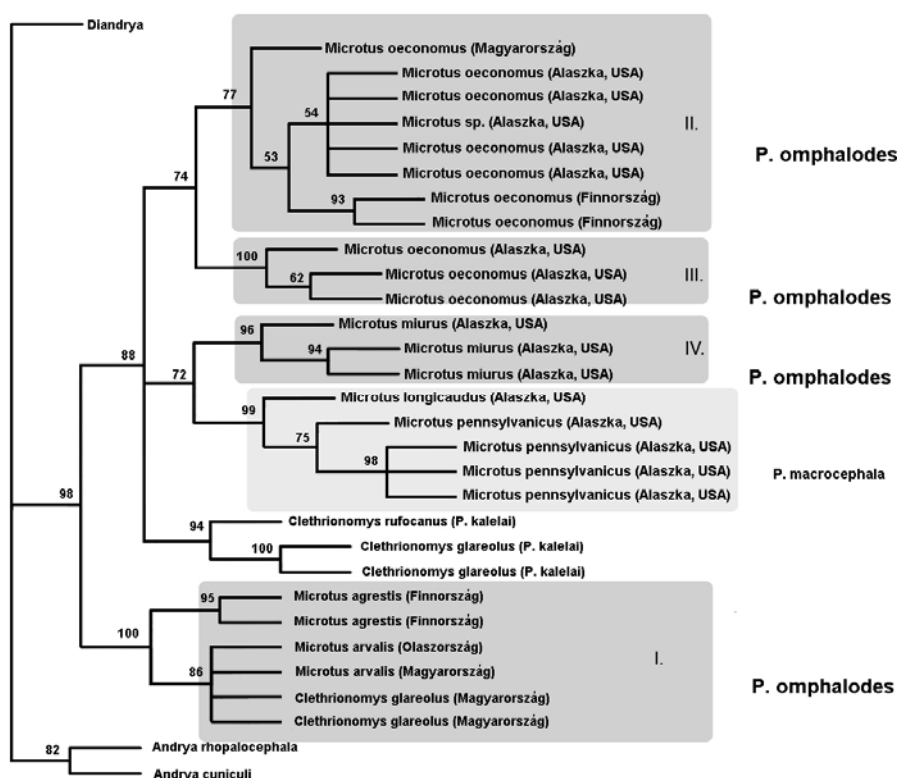
bevonásával tovább elemezve a *P. omphalodes* formakört megállapítható, hogy jól elkülönülő csoportokat lehet megkülönböztetni a mintában. A *P. hanyicola* sp. n. külön csoportot alkot, ugyanakkor a *Chionomys nivalis*-ből származó férgek (*P. sp. I.*) szintén jól elkülönülnek (2. ábra). A *P. omphalodes* csoport az ábrán is jól látható további két alcsoportra oszlik, amelyek jó egyezést mutatnak a földrajzi származási hellyel. Ennek alapján a *P. omphalodes* fajcsoportnak egy észak- és egy dél-európai vonalát lehet azonosítani. A bevont 10 változóból a variancia 95 %-át az első 5 diszkriminancia függvény lefedi. Ugyanakkor a változók és a diszkriminancia függvények közötti legnagyobb abszolút korreláció egyetlen esetben sem az első diszkriminancia függvény esetében valósult meg. Stepwise eljárással és a Wilks'lambda távolsággal számolva az elemzésben használt 10 változó közül az első helyen a gazdaspecifitás szerepelt, a bevonható változók között. Továbbá változóként a scolex mérete, a vagina hossza, az ivarnyílás helyzete a cirrusz hossz és a vagina szélessége szerepelt. Ebben az esetben a variancia 95 %-át az első négy diszkriminancia függvény lefedte. A kapott eredményeket értékelve megállapítható, hogy a gazdaspecifitás generikus szinten fontos elválasztó karaktere az egyes fajoknak. Ugyanakkor az ivarszervek hosszmeretei tekintélyes mértékben hozzájárulnak az egyes fajok elkülönítéséhez. A gazdaspecifitás alátámasztja a molekuláris markerekkel kapott eredményeket a gazda-parazita párhuzamos evolúciójáról.



2. ábra. A *P. omphalodes* formakör elkülönülése más *Paranoplocephala* fajoktól a gazdaspecifitás, az ivarnyílás helyzete és a fej- és az ivarszerv-méretek használatakor.

Molekuláris biológiai vizsgálatok

Az OTKA pályázat keretében 28 haplotípust sikerült azonosítani, ebből a fenotípusosan az *P. omphalodes* fajcsoportként meghatározott körhöz 20 haplotípus tartozott. A szekvenált szakasz 23 %-a volt variábilis. Mindegyik filogenetikai törzsfakészítő módszerrel hasonló eredmények születtek. A *P. omphalodes* fajcsoport négy jól szétváló ágát lehetett kimutatni (3. ábra). Hasonló eredményeket kaptunk, ha más fajok szekvenciáit használtunk “outgroup”-ként.



3. ábra. Filogenetikai rokonság a mtDNS haplotípusok között a *P. omphalodes* formakörnél

Az I. ág példányai *Microtus arvalis*, *M. agrestis*, *Clethrionomys glareolus* parazitái, két monofiletikus csoportot alkotnak, egymás testvércsoportjai. A II. ág parazitái elsődlegesen a *M. oeconomus* példányaiban élősködnek, holartikus elterjedésűek és a magyarországi minta kivételével az északi állatok monofiletikus alcsoportot alkotnak. A III. ág parazitái *M. oeconomus* és a *M. xanthognathus* parazitái. A IV. ág a *M. miurus* endemikus parazitái.

A Paranoplocephala omphalodes fajcsoport - Rejtett diverzitás - fajképződés

A morfológiai elkülönülés hiánya több belsőélősködő parazita csoportban tapasztalható, izoenzim vizsgálatokkal hasonló eredményre jutottak más csoportoknál a gazdafajok divergenciája nem kényszeríti ki a morfológiai adaptációt, a szelekciós nyomás gyenge az arktikus parazitákat a “rejtett” fajképződés jellemzi és a gazdafajok populációiban a hosszú távú ciklikus klímaváltozások fragmentációkat és izolációkat eredményezhetnek (Hoberg et al. 1999). Ennek tükrében a *Paranoplocephala omphalodes* fajcsoport több gazdaspecifikus parazitát tartalmaz és a következő megállapítások tehetők. Az európai ág, a *P. omphalodes* (Herman, 1783), ennek egy alcsoportja a *M. agrestis* parazitái. A

II. és IV. ághoz tartozó paraziták új taxonok és A II. és III. ághoz tartozó paraziták elsősorban a *M. oeconomus* belsőélősködő férgei. A III. ág allopatrikus genetikailag elkülönült populációnak tűnik.

Az észak-amerikai *Microtus* fajoknak Európában a *M. agrestis* és a *M. arvalis* (a *P. omphalodes* gazdái) a legközelebbi rokonai, így a *P. omphalodes* (prekurzor) a *Microtus* fajok bevándorlásával juthatott el Észak-Amerikába. Ezt támasztja alá, hogy a *P. microti* holotípusa szinte megegyezik a *P. omphalodes*-szel, tehát a *P. microti* a *P. omphalodes* szinonímája. Ugyanakkor a *P. microti* a *M. ochrogaster* parazitája, amely az első invázió *Microtus* fajok egyike lehetett (Conroy & Cook 2000). Továbbá megállapítható, hogy az észak-amerikai *Paranoplocephala* fajok evolúciója párhuzamos a kontinenst benépesítő egyes *Microtus* fajok evolúciójával. A *M. oeconomus* észak-amerikai kolonizációját egy gazdaspecifikus *Paranoplocephala* parazita kísérte. Viszont a *M. oeconomus* alaszakai és kelet-szibériai populáció közt a periodikus génáramlás miatt a gazda-parazita párhuzamos evolúciója nem bizonyítható. A *P. macrocephala*, amely a *Geomys* és *Microtus* fajok parazitája, szintén egy fajcsoport taxon lehet a *P. omphalodes*-hez hasonlóan. A *P. kaleai* a *Clethrionomys* fajok parazitája, korán levált a *P. omphalodes* prekurzoráról és a palearktikus *Clethrionomys rufocanus* parazitája lett, és ahol a *C. glareolus* szimpatrikus a *C. rufocanus*-val a *P. kaleai* kimutatható mindkét fajból.

Idézett irodalom

- Conroy, C. J. & Cook, J. A. (2000). Molecular systematics of a Holarctic rodent (*Microtus*: Muridae). *Journal of Mammalogy*, 81, 344–359.
- HAUKISALMI, V., WICKSTRÖM, L. M. HENTTONEN, H., HANTULA, J. & GUBÁNYI, A (2004): Molecular and morphological evidence for multiple species within *Paranoplocephala omphalodes* (Cestoda, Anoplocephalidae) in *Microtus voles* (Arvicolinae) – *Zoologica Scripta*, **33**:3, 277–290.
- Hoberg, E. P., Monsen, K. J., Kutz, S. & Blouin, M. S. (1999). Structure, biodiversity, and historical biogeography of nematode faunas in Holarctic ruminants: morphological and molecular diagnoses for *Teladorsagia boreoarcticus* n. sp. (Nematoda: Ostertagiinae), a dimorphic cryptic species in muskoxen (*Ovibos moschatus*). *Journal of Parasitology*, 85, 910–934.
- Swofford, D. L. (2002). PAUP*. Phylogenetic Analysis Using Parsimony (*and Other Methods), Version 4. [Computer Software and Manual]. Sunderland, MA: Sinauer Associates.